ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 32, 6, 1998

УДК 576.895.42 : 595.421

ОБЗОР ТИПОВ ПАРАЗИТО-ХОЗЯИННЫХ ОТНОШЕНИЙ ИКСОДОИДНЫХ КЛЕЩЕЙ

© А. Б. Бердыев

Приведена характеристика 3 типов паразито-хозяинных отношений иксодовых клещей, характеризующихся соответственно: гибелью или болезнью прокормителей от токсического воздействия клещей; приобретением устойчивости прокормителей к воздействию клещей, сопровождающейся элиминацией части популяции клещей; динамически равновесным состоянием партнеров. Первый тип сравнительно молодой, а третий наиболее древний.

Взаимосвязь между клещами-паразитами и их прокормителями — позвоночными животными складывается диалектически противоречиво: с одной стороны, приспособления хозяина направлены на ослабление вредных влияний присосавшихся клещей (включая способность к самоочищению и изменению реактивности внутренней среды), с другой стороны, приспособления присосавшихся клещей направлены на подавление устойчивости организма хозяина и благополучное завершение кровососания для дальнейшего размножения.

Паразито-хозяинные отношения иксодоидных клещей с прокормителями в зависимости от древности связей партнеров, состава популяции, вида, ареала прокормителей и клещей варьируют от динамически равновесного состояния до патологического, порой заканчивающегося гибелью хозяина или прямой (или косвенной) элиминацией клещей.

Наши многолетние полевые и экспериментальные наблюдения, а также анализ и синтез данных обширной литературы по паразито-хозяинным отношениям иксодоидных клещей и их прокормителей легли в основу настоящего сообщения. Патогенную роль иксодоидных клещей оценивали как переносчиков возбудителей болезней и как агентов механических или токсических воздействий на организм прокормителей. Меньшее внимание обращали на аллергенные свойства слюны клещей и сенсибилизацию организма хозяина в ответ на инвазию. Как известно, слюна клещей, содержащая в своем составе чужеродные белковые фракции, действует как аллерген (антиген). Как указывает Балашов (1982), слюна, вводимая клещами в организм хозяина, во много раз превышает массу голодной особи. Как показывают эксперименты, при питании клещей содержание белков в каждой слюнной железе возрастает с 4—6 мкг с момента прикрепления до 134.5 мкг в конце питания. Очевидно, что питание стимулирует повышенную секрецию слюны и синтез разных белков. Наряду с антигенным свойством слюна клещей обладает и ядовитым свойством.

Ответная реакция позвоночных животных на присасывания и питание клещей в зависимости от состояния организма особи, состава популяции клещей и прокормителей, а также других экологических условий может проявляться как минимум в 3 формах: а) клещевых токсикозов; б) врожденной и приобретенной устойчивости к клещам; в) иммунологической толерантности прокормителей. Рассмотрим эти формы паразито-хозяинных взаимоотношений.

Мы не будем рассматривать такие воздействия на хозяина как прямое механическое повреждение кожи прокормителей, отнятие крови, беспокоящий эффект от массового нападения клещей. Эти вопросы заслуживают самостоятельного изучения.

ТОКСИЧНОСТЬ КЛЕЩЕЙ ДЛЯ ХОЗЯЕВ

Как мы уже отметили, слюна клещей обладает как антигенными (аллергенными), так и токсическими свойствами. Однако не всегда удается разграничить эти свойства слюны клещей (Балашов, 1982). В зависимости от состояния организма прокормителей, на наш взгляд, продукты жизнедеятельности клещей могут влиять не только в виде прямой интоксикации организма, но и как анафилактический фактор к сенсибилизированным организмам прокормителей. Между тем до сих пор ученые из разных стран скрупулезно и безуспешно ищут пути к расшифровке патогенеза клещевых параличей и клещевых токсикозов.

В настоящее время установлено участие более 40 видов иксодоидных клещей как агентов клещевых параличей (Gothe e. a., 1979; Stone, Wright, 1981). Клещевые токсикозы и параличи животных и человека распространены повсеместно, но наиболее широко в Канаде, Южной Африке, Австралии, в южных республиках бывшего СССР.

В странах СНГ клещевым параличом заболевают овцы (особенно молодые животные) во время паразитирования на них кошарных клещей *Alveonasus lahorensis*. Смертность животных в Казахстане от паралича достигает 50—70 % зараженного поголовья. Период от присасывания клещей до гибели животных составляет 21—33 сут и охватывает период питания личинок, а также нимф второй и третьей стадии. Попытки получить картину параличей путем раздельной подсадки личинок и взрослых клещей не увенчались успехом. Попытки перезаражения парентерально здоровых животных кровью от больных животных оказались также безуспешными (Кусов, Петешев, 1961; Кусов, 1962).

Заслуживает внимания тот факт, что при ручном снятии присосавшихся клещей с парализованных животных болезнь прерывается, и животные выздоравливают. Долгое время существовало мнение о возможной вирусной этиологии этих параличей, но до сих пор это мнение не нашло экспериментального подтверждения.

Несмотря на то что ареал кошарных клещей охватывает юго-запад Азии и юго-восток Европы, параличи, связанные с паразитированием этих клещей зарегистрированы только на северных окраинах ареала (Казахстан, Средняя Азия, Закавказье).

Из других аргасовых клещей, вызывающих токсикозы и параличи, известны *Argas persicus, A. walkerae, A. africolumbae* и *Ornithodoros maqitimus* — эктопаразиты птиц (Фролов, 1975; Gothe e. a., 1979; Chastel e. a., 1987).

Среди иксодовых клещей из более чем 30 видов рода *Dermacentor*, распространенных почти повсеместно, клещевые параличи вызывают только 4 вида (*D. andersoni, D. variabilis, D. occidentalis, D. parumapertus*), распространенные в Северной Америке (Калифорния, Канада, Британская Колумбия, Альберта, Саскачеван). Болеют дикие и сельскохозяйственные животные, а также человек. У людей бывают смертные случаи (Gregson, 1966). Человек, очевидно, особенно восприимчив к этому заболеванию и может быть парализован от укуса даже одного клеща. Предполагают, что причиной этого заболевания является нейротоксин, который содержится в слюнных железах сосущего клеща. Любопытно, что это заболевание гораздо чаще встречается в западной части Скалистых гор, чем в восточной. Бывают случаи падежа рогатого скота, лошадей и ежегодно хозяйствам фермеров наносится большой ущерб.

Представители рода *Ixodes* также участвуют в возникновении клещевых токсикозов животных и человека — *I. uriae, I. pari, I. holocyclus* и др. (Stone, Wright, 1979; Lane e. a., 1984; Viitala e. a., 1986; Chastel e. a., 1987, и др.).

Клещевые токсикозы, вызываемые видами рода *Hyalomma*, своеобразны. Пока известно участие двух видов в возникновении клещевых токсикозов животных —

H. truncatum и *H. asiaticum asiaticum*. Наибольшая и ранняя (с марта) активность *H. asiaticum asiaticum* в Туркмении на пустынных пастбищах отмечается в засушливые годы с теплым зимне-весенним сезоном. Численность достигает нескольких десятков экземпляров на одном животном. Присасываются клещи кучно, наблюдается беспокойство ягнят, затем угнетение, а иногда и гибель. Здесь на молодой организм параллельно действуют несколько факторов: изъятие части крови питающимися клещами, интоксикация слюной клещей и продуктами распада воспаленной и разрушающейся ткани кожи, фактор беспокойства. Нередко в отарах наблюдаются случаи пареза и паралича, а в дальнейшем и гибель ягнят. Особенно выделяется так называемая «болезнь потливости» у овец, коз, крупного рогатого скота, свиней и собак в Южной Африке. Эта болезнь вызывается укусами *H. truncatum* и проявляется в виде таких симптомов, как потливость, слюноотделение, удушье (Besuidenhout e. a., 1981). По предположениям авторов «болезнь потливости» представляет одну из форм клещевых токсикозов и по ряду признаков сходна с клещевыми параличами.

Итак, в возникновении клещевых токсикозов роль разных видов клещей неравнозначна. Даже виды, известные своей острой патогенностью для одних видов позвоночных животных, относительно безвредны для других. Более того, разные фазы развития клещей по-разному действуют на прокормителей. У одних видов клещей достаточно присасывания одной особи, чтобы вызвать паралитические явления у прокормителя, у других видов клещей подобные симптомы проявляются после присасывания десятков особей, паразитирование третьих видов клещей переносится прокормителями без особого угнетения. В разгадке разнокачественных проявлений взаимоотношения клещей и прокормителей, очевидно, поможет изучение иммунного состояния позвоночных животных.

УСТОЙЧИВОСТЬ ПРОКОРМИТЕЛЕЙ К КЛЕЩАМ

Ответная реакция позвоночных животных на нападение и прикрепление иксодовых клещей проявляется в виде пассивной (иммуннобиологической) и активной (способностью к самоочищению) реакции. По происхождению пассивная реакция может быть врожденной и приобретенной.

Первое экспериментальное изучение приобретенного иммунитета к клещам провел Трэгер (Trager, 1939). Он установил, что собачий клещ *Dermacentor variabilis* вызывает у морских свинок иммунитет, который препятствует насыщению последующих партий клещей. Имеются сообщения о том, что в организме позвоночного хозяина в ответ на повторное кормление клещей проявляются защитные приспособления, препятствующие нормальному питанию клещей (Мусатов, 1966, 1970; Shapiro e. a., 1987).

Интересные наблюдения за влиянием повторных подсадок клещей на одно и то же животное на степень насыщения клещей и последующее развитие провел Мусатов (1966, 1970). Он установил, что развитие иксодовых клещей на повторно используемых лабораторных животных идет со значительным отклонением в сравнении с развитием клещей, питавшихся на контрольных животных. Приобретенная резистентность животных к нападению клещей проявляется в меньшей заклещевленности животных, подвергающихся повторным нападениям клещей, в значительно большей смертности напитавшихся клещей и в более низкой плодовитости самок.

Приобретенную резистентность к повторной подсадке клещей *H. asiaticum asiaticum* у ягнят мы наблюдали в эксперименте при условии одновременной подсадки 10 пар клещей. По истечении 21—25 сут подсаживали одновременно столько же клещей. Эти ягнята при выкармливании клещей второй подсадки проявляли явные признаки противоклещевых защитных реакций (Бердыев, Худайназарова, 1976).

Выявлению устойчивости экспериментальных животных против клещей *Ixodes ricinus, Haemaphysalis longicornis, Rhipicephalus eversti, Dermacentor andersoni, D. variabilis, Hyalomma anatolicum, Amblyomma americanum* посвящена обширная литература (McTier e. a., 1981; Brown, Knapp, 1981; McLaren e. a., 1983; Latif, 1984; Лабецкая, 1985).

Анализируя наши данные и данные литературы, можно заключить, что у животных-прокормителей приобретенная резистентность к клещам проявляется при следующих условиях: во-первых, при одновременном питании партии клещей первого (сенсибилизирующего) и повторного (разрешающего) кормления с интервалом между ними не менее 2—3 недель; во-вторых, при одинаковом числе клещей в обеих партиях или же количество клещей в повторной партии не должно превышать количество клещей в первой партии. При нарушении этих условий (что, как правило, наблюдается при естественном заклещевлении животных) сенсибилизация и иммунитет к иксодовым клещам не наступает.

Таким образом, можно констатировать, что при повторном кормлении иксодовых клещей в организме позвоночного хозяина появляются защитные (иммунные) приспособления, препятствующие нормальному питанию клещей. Для лабораторных животных при соответствующих условиях эксперимента это положение можно считать бесспорным, но при естественном заклещевлении роль защитных реакций изучена недостаточно (Подборонов, Бердыев, 1991). Имеются лишь единичные работы.

Имея под рукой экспериментальные результаты по резистентности хозяев к повторным кормлениям клещей, исследователи допускали возможность вакцинации сельскохозяйственных животных с целью защиты их от нападения иксодид в природе (Мусатов, 1966, 1970; Ackerman e. a., 1980; Johnston e. a., 1986). Однако попытки вакцинации скота против клещей до настоящего времени не увенчались успехом. К такой же категории работ можно отнести сообщение Вотякова и Мишаевой (1990). Ими выдвинута гипотеза о том, что противоклещевой иммунитет, вызываемый слюной клещей, может влиять на интенсивность циркуляции вируса клещевого энцефалита, и может быть использован для защиты от него путем включения в противоэнцефалитную вакцину белков слюны клещей. Следует заметить, что основные положения этой гипотезы построены также на экспериментах на лабораторных животных, но интерпретируются как природное явление. На наш взгляд, механизмы регуляции гиперпаразитизма иммунными воздействиями позвоночных животных на иксоид и их вирусы являются спорными.

Возникает ряд вопросов. Насколько правомочны использования результатов, полученных на организменном уровне в лаборатории, и интерпретация их на популяциях партнеров в природе? Как известно, лабораторные эксперименты страдают строгой заданностью возможностей паразитов и ограниченностью возможностей хозяина. Можно ли объяснить причину того, что в лабораторных условиях удается регистрировать приобретенную резистентность и даже вакцинировать хозяина против клещей, а в природных условиях во взаимоотношениях естественных популяций клещей и прокормителей — не удается? Ниже попытаемся на это ответить.

ТОЛЕРАНТНОСТЬ ПРОКОРМИТЕЛЕЙ

Паразито-хозяинные взаимоотношения между иксодовыми клещами и их прокормителями сформировались и укреплялись за долгий путь эволюции партнеров. Эволюция клещей в некоторой степени следует за эволюцией прокормителей. При этом хозяин постоянно вырабатывал приспособления, направленные на ослабление вредных влияний паразита. Эти приспособления хозяина в свою очередь вызывали соответствующие «контрприспособления» со стороны клещей — увеличение прочности покровов, увеличение цепкости паразита и его плодовитости, приспособление к массовому размножению в стойлах и помещениях для скота, смена хозяев и т. д. В паразито-хозяинных взаимоотношениях существует тенденция сглаживания вредоносности паразита в процессе эволюции; за долгий путь эволюции, как правило, складываются наиболее равновесные и устойчивые взаимоотношения между хозяином и паразитом. Более того, в паразито-хозяинных отношениях на популяционном уровне другого (альтернативного к динамически равновесному) отношения между партнерами представить трудно. Допустим, что позвоночные-прокормители, обладающие иммунной системой против повторного присасывания клещей, всюду подавляли бы их питание и развитие, тогда со временем элиминировалась бы последняя популяция клещей. И наоборот, если бы укус каждого клеща действовал на организм позвоночных животных как токсин, аллерген, антиген, сенсибилизатор и т. д., то через определенное поколение регрессирующие популяции позвоночных животных вымерли бы как виды. На самом же деле в природе взаимоотношения клещей и их прокормителей достигли такого состояния, которое не препятствует процветанию и тех и других партнеров (Подборнов, Бердыев, 1991).

В природе заклещевленность животных определяется многими обстоятельствами, не зависящими от хозяина: сезоном года, который может совпадать или не совпадать с сезоном активности того или другого вида клещей и хозяев, продолжительностью пребывания их на заклещевленной территории и т. п. Поэтому у животных-прокормителей в естественных условиях обитания практически (за редким исключением) не наблюдается нападения клещей по заданной схеме — «сенсибилизирующее» и «разрешающее» нападения. Стало быть, при отсутствии этих обязательных условий иммунитета и не следует ожидать появления приобретенной устойчивости у скота против иксодовых клещей.

Как известно, для каждого вида паразитических клещей характерна специфичная динамика сезонной активности в природе. Вместе с тем независимо от вида клещей для этой динамики характерны общие черты, повторяющиеся ежегодно: это подъем, пик и спад численности клещей.

Учитывая эти закономерности, мы использовали новый методический подход к изучению паразито-хозяинных взаимоотношений между иксодоидными клещами и их прокормителями (Бердыев, Худайназаров, 1976). До нас исследователи при постановке опытов использовали в основном лабораторные популяции клещей и лабораторных животных, а с некоторыми видами клещей опыты проводились за пределами их ареала, в других сезонно-климатических условиях, что искажало общую картину. Результаты этих опытов интерпретировались применительно к природным условиям, часто без критической оценки.

Наши эксперименты проведены с клещами, полученными из природы. Кормили клещей (*Hyalomma aciaticum asiaticum*) на естественных для них хозяевах, в сезон активности клещей в природе, в пределах их ареала. Подсадку клещей на опытную группу ягнят максимально приблизили к ходу естественной заклещевленности — возрастание, пик и спад численности (подсадка дробных возрастающих партий клещей, с интервалом в 2—3 дня). В этих опытах иксодовые клещи оказались способными десенсибилизировать реактивную чувствительность сенсибилизированных животных и насыщаться без угнетения с их стороны. Состояние десенсибилизации у хозяина мы наблюдали в естественных условиях и при паразитировании половозрелых *H. anatolicum excavatum* на коровах местной улучшенной породы. Эти наблюдения показывают, что сенсибилизация организма хозяина не отмечалась, клещи питались беспрепятственно — насыщались в течение 5—7 сут и развивались без угнетения. Численность их на скоте зависела от эволюционно сформировавшегося сезонного пика и спада численности для данного вида клеща в природе и в меньшей степени контролировалась организмом хозяина.

В дальнейшем наши выводы подтвердили другие исследователи (Norval, 1978; Randolph, 1979; Гутова и др., 1985). Авторы так же, как и мы, полагают, что при длительной совместной эволюции у естественных хозяев отсутствует развитие устойчивости к паразитированию клещей. Не отмечена связь между обилием клещей и уровнем иммунитета у прокормителей.

Таким образом, нашими экспериментами и наблюдениями впервые доказано, что при естественном заклещевлении животных повседневное паразитирование клещей и длительное поступление возрастающих доз их слюны ослабляют или снимают специфическую иммунную резистентность хозяина к повторным присасываниям клещей. При этом последнее состояние, как правило, характерно для естественных паразито-хозяинных взаимоотношений. Здесь, очевидно, можно говорить, скорее, о толерантности организма позвоночных в отношении антигена клещей. Индукция толерантности может возникнуть как у новорожденных животных, так и у взрослых прокормителей. Сохранение толерантного состояния зависит от постоянного присутствия (так называемой персистенции) антигена. У взрослых животных толерантность возникает при введении больших и возрастающих доз антигена, т. е. слюны клещей. На фоне таких взаимоотношений и взаимной адаптации партнеров и сохраняется динамическое равновесие популяции клещей и прокормителей (Подборонов, Бердыев, 1991).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Взаимоотношения иксодоидных клещей и их прокормителей носят многообразный характер. В одном варианте клещи проявляют четкую патогенность в отношении позвоночных животных (клещевые токсикозы), в другом — в ответ на присасывание клещей прокормители проявляют устойчивость (врожденную или приобретенную) к клещам на основе активизации иммунной системы организма. В третьем, наиболее широко распространенном типе взаимоотношений, связь клещей и прокормителей носит динамически равновесный характер (толерантность прокормителей). При этом первый тип взаимоотношений приводит к избирательной элиминации прокормителей и, на наш взгляд, свидетельствует о сравнительной эволюционной молодости; а третий тип — о древности и прочности связи партнеров. Второй тип взаимоотношения, вероятно, имевший более широкое распространение в прошлом, занимает промежуточное положение. Клещевые токсикозы наносят значительный экономический ущерб животноводству. Они не обладают видовой специфичностью, заметна их территориальная приуроченность. Одни и те же виды в зависимости от ареала проявляют разную степень патогенности. Приобретенная резистентность прокормителей, если и имеет место в природе, представляет собой преходящее явление. В естественных условиях (за исключением токсигенных групп) клещи в динамике паразитирования способны десенсибилизировать резистентное состояние организма прокормителей и паразитировать на них практически без признаков угнетения.

Список литературы

Балашов Ю. С. Паразито-хозяинные отношения членистоногих с наземными позвоночными животными. Л.: Наука, 1982. С. 318.

Бердыев А. К истории ареалов и путей расселения клещей рода Dermacentor Koch, 1844 (Parasitiformes, Ixodidae) // Паразитология. 1989. Т. 23, вып. 2. С. 166—172.

Бердыев А., Худайназарова С. Н. Особенности приобретенной резистентности ягнят к половозрелым клещам Hyalomma asiaticum asiaticum в опытах на ягнятах // Паразитология. 1976. Т. 10, вып. 6. С. 519—525.

Вотяков В. И., Мишаева Н. П. Регуляция гиперпаразитизма путем воздействия иммунными факторами позвоночных животных на ктопаразитов — иксоидовых клещей // 6-е Всесоюз. совещ. по проблемам теоретич. и приклад. акарологии (тез. докл.). Л.: Наука, 1990. С. 31—32.

Гутова В. П., Наумов Р. Л., Лабзин В. В. Оценка зависимости иммунитета у мелких млекопитающих от обилия на них личинок и нимф таежного клеща // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. 1985. Т. 90, № 3. С. 31—36.

Кусов В. Н. Значение разных стадий метаморфизма кошарных клещей в этиологии клещевого паралича // Паразиты сельскохозяйственных животных Казахстана. Вып. 1. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1962. С. 236—246.

Кусов В. Н., Петешев В. М. К этиологии клещевого паралича овец в Казахстане // Природная очаговость болезней и вопросы паразитологии. Вып. 3. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1961. С. 529—533.

Лабецкая А. Г. Иммунологические аспекты взаимоотношений клещей Ixodes ricinus L., 1758 с млекопитающим хозяином: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1985. 20 с.

Мусатов В. А. Изменения в морфологии и физиологии иксодовых клещей при различных условиях питания на животных // Первое акарол. совещ. Тез. докл. М.; Л.: Наука, 1966. С. 136—137.

Мусатов В. А. Хозяинно-паразитные отношения между животными-прокормителями и иксодовыми клещами (Ixodoidea, Ixodidae): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Алма-Ата, 1970. 20 с.

Подборонов В. М., Бердыев А. Защитные механизмы иксодоидных клещей и их прокормителей (паразито-хозяинные взаимоотношения). Ашхабад: Клым, 1991. С. 237.

Фролов Б. А. Эктопаразиты птиц и борьба с ними. М.: Колос, 1975. С. 128.

Ackerman S., Floyd M., Sonenshine D. E. Artificial immunity to Dermacentor variabilis (Acari: Ixodidae): vaccination using tick antigens // J. Med. Entomol. 1980. Vol. 17, N 5. P. 391—397.

Bezuidenhout J. D., Malherbe A. Sweating sickness: a comparative study of virulent and avirulent strains of Hyalomma truncatum // Tick Biol. and Contr. Proc. Int. Conf. Grahamstown. 1981. P. 7—12.

Brown S. J., Knapp F. W. Response of hypeeseensitized guinea pigs to the feeding of Amblyomma americanum ticks // Parasitology. 1981. Vol. 83, N 1. P. 213—233.

Chastel C. L., Monnat J.-Y., Le Lay G., Balouet G. Infestation et hyperinfestation de la mouette tridactyle, Rissa trilactyla L., par des tiques [Ixodes (Ceratixodes) uriae, Ornithodoros (Alectorobius) maritimus]. Conséquences pathologiques // Ann. parasitol. hum. et comp. 1987. Vol. 62, N 5. P. 492—504.

Gothe R., Kunze K., Hoogstraal H. The mechanisms of pathogenicity in the tick paralyses // J. Med. Entomol. 1979. Vol. 16, N 5. P. 357—369.

Gregson J. D. Records of tick paralysis in Livestock in British Columbia // J. Ent. Soc. Brit. Columbia. 1966. Vol. 63. P. 13—18.

Johnston L. A. Y., Kemp D. H., Peson R. D. Immunization of cattle against Boophilus microplus using extracts derived from adult female ticks: effects of induced immunity on tick populations // Int. J. Parasitol. 1986. Vol. 16, N 1. P. 27—34.

Lane R. S., Peek J., Donaghey P. J. Tick (Acari: Ixodidae) paralysis in dogs from northern California: acarological and clinical findings // J. Med. Entomol. 1984. Vol. 21, N 3. P. 321—326.

Latif A. A. Resistance to Hyalomma anatolicum anatolicum Koch (1844) and Rhipicephalus evertsi Neumann (1897) (Ixodoidea: Ixodidae) by cattle in the Sudan // Insect Sci. and Appl. 1984. Vol. 5, N 6. P. 509—511.

McLaren D. J., Worms M. J., Askenase P. W. Cutaneous basophil associated resistance to ectoparasites (Ticks). Electron microscopy of Rhipicephalus appendiculatus larval feeding sites in actively sensitised guinea pigs and recipients of immune serum // J. Pathol. 1983. Vol. 139, N 3. P. 291—308.

McTier T. L., George J. E., Bennett S. N. Resustance and cross-resistance of guinea pigs to Dermacentor andersoni Stiles, D. variabilis (Say), Amblyomma americanum (Linnaeus), and Ixodes scapularis Say // J. Parasitol. 1981. Vol. 67, N 6. P. 813—822.

Norval R. A. I. Repeated feeding of Amblyomma hebraeum (Acarina: Ixodidae) immatures on laboratory hosts. Host effects on tick yield, engorged weight and engorgment period // J. Parasitol. 1978. Vol. 64, N 5. P. 910—917.

Randolph S. E. Population regulation in ticks: the role of acquired resistance in natural and unnatural hosts // Parasitology. 1979. Vol. 79, N 1. P. 141—156.

Shapiro S. Z., Buscher Gottfried, Dobbelaere Dirk A. E. Acquired resistance to Rhipicephalus appendiculatus (Acari: Ixodidae): identification of an antigen eliciting resistance in rabbits // J. Med. Entomol. 1987. Vol. 24, N 2. P. 147—154.

Stone B. F., Wright G. Toxins of Ixodes holocyclus and immunity to paralysis // Austral. Adv. Vet. Sci. Townsville. 1979. P. 71—72.

Stone B. F., Wright I. G. Tick toxins and protective immunity // Tick Biol. and Contr. Proc. Int. Conf. Grahamstown. 1981. P. 1—5.

Trager W. Acquired immunity to ticks // Journal of Parasitology. Vol. 25, 1. 1939. P. 57—81.

Viitala J., Kojola T., Ylönen H. Voles killed by ticks — an unsuccessful attempt to introduce north Finnish Cleth — rionomys rufocanus into an enclosure in central Finland // Ann. entomol. fenn. 1986. Vol. 56, N 1. P. 32—35.

Институт зоологии АНТ,
Ашхабад, Туркмения, 744000

Поступила 11.04.1997

A REVIEW OF TYPES OF THE PARASITE-HOST RELATIONSHIPS IN IXODID TICKS

A. Berdyev

Key words: Ixodidae, parasite-host relationships.

SUMMARY

In the first type of mutual relationships the ixodid ticks expose an evident pathogenicity to vertebrate hosts (tick toxicoses) and in the second type the hosts expose a resistence on a base of organism immune system activisation in a response to blood sucking. In the third type of relationships an interaction between the ticks and hosts have a dynamic character (tolerability of host). The first type of relationships leading to a selective elimination of hosts according to our opinion means a camparatively youth of relationships. The third type represent ancient and long term relationships. The second type probably having been widely spread in a historical past occupies an intermediate position. Depending upon areal the ticks of the same type expose different degree of the pathogenicity. Even an aquaried resistence of the host does exist in natural conditions, it is a transient phenomenon.